Dotterblockes angeben, ist ersichtlich, dass der hintere Dotterblock abnimmt, wenn die Operationslücke von cranial nach caudal verschoben wird (Richtung *a—i*). Gleichzeitig steigt mit der zunehmenden Länge des Kopfstückes die Längenausdehnung des vorderen Dotterblockes an.

Es ist somit für den ganzen Bereich der Kopf- und Rumpfchorda gezeigt, dass die von der Differenzierungshemmung betroffene „Dotterblock-Zone" umso grösser wird, je länger das an die Schnittwunde angrenzende Chordastück ist. Ansätze zur Deutung des Phänomens wurden bereits in der ersten Arbeit (Hadorn 1951) diskutiert.

LITERATUR

1951. Hadorn, E. *Experimentell bewirkte Blockierung der histologischen Differenzierung in der Chorda von Triton.* Roux'Archiv, Band *144*, 1951, S. 491-520.

No 20. **Jacques de Beaumont,** La valeur systématique des caractères éthologiques.

Musée zoologique de Lausanne.

Introduction.

La systématique est basée avant tout sur les caractères morphologiques, mais il peut être intéressant, dans bien des cas, de faire appel à des particularités tirées de disciplines variées: physiologie, cytologie, écologie, éthologie. Le problème que je désire traiter, celui de la valeur systématique des caractères éthologiques, peut être envisagé à deux niveaux: spécifique et supra-spécifique. L'on peut en effet se demander si les habitudes, le comportement des animaux sont caractéristiques, d'une part pour une espèce donnée, d'autre part pour un groupe, genre ou famille par exemple. Seul ce deuxième aspect du problème nous intéressera ici.

L'on a tout avantage, pour une étude de ce genre, à s'adresser à des animaux ayant une éthologie très spécialisée, et les Hyménoptères aculéates représentent un matériel de choix. Parmi les caractères éthologiques, j'ai choisi, pour en faire une brève analyse, la nature des proies que capturent les Hyménoptères prédateurs pour en nourrir leurs larves, la structure de leurs nids, la vie sociale et le parasitisme; j'entends par ce dernier terme le cleptoparasitisme des Hyménoptères solitaires, qui exploitent à leur profit les nids établis et les provisions accumulées par d'autres espèces, ainsi que le parasitisme dit social.

Les faits.

Nature des proies chez les Hyménoptères prédateurs.

Si nous étudions la nature des proies récoltées, nous constaterons tout d'abord, comme l'a fait remarquer Grandi (1930), que tous les intermédiaires existent entre des espèces très spécialisées et d'autres qui manifestent un grand éclectisme. Ainsi, le Philanthe apivore ne s'attaque qu'à l'Abeille domestique, tandis que le *Microbembex sulphurea*, au Chili, emmagasine dans son terrier des Arachnides, des Diptères, des Hyménoptères, des Odonates, des Hémiptères et des Coléoptères [1].

Considérant ce même problème à l'échelle générique ou familiale, des faits semblables nous apparaîtront: tous les représentants de la famille des Pompilides sont chasseurs d'Araignées; dans le genre *Crabro*, au sens large, les proies sont très variées. Précisons ces faits à l'aide de quelques exemples.

La sous-famille des Sphecinae comprend quatre grands genres: *Sphex*, *Ammophila*, *Sceliphron* et *Podium*. A première vue, le comportement éthologique correspond très bien à la systématique établie sur des bases morphologiques: les *Sphex* chassent des Orthoptères sauteurs, les *Ammophila*, des Chenilles, les *Sceliphron*, des Araignées, les *Podium*, des Blattes. Mais il existe quelques Ammophiles, dont j'ai pu récemment confirmer l'éthologie (1951), qui s'attaquent à des Orthoptères sauteurs, comme le font les *Sphex*. Ces Ammophiles forment un petit groupe *(Eremochares)* qui, morphologiquement, n'est pas essentiellement distinct des autres.

---

[1] Voir aussi, à ce sujet: Berland (1943) et Crevecœur (1950).

Un deuxième exemple nous sera fourni par les Sphecidae appartenant à la sous-famille des Larrinae. Les genres les plus caractéristiques forment la tribu des Larrini; presque tous sont chasseurs d'Orthoptères, souvent avec une spécialisation marquée pour un genre donné; ainsi, dans le monde entier, les *Larra* capturent des Courtilières, les *Liris*, des Grillons. Les proies sont plus variées dans le genre *Tachysphex*, où, selon les groupes d'espèces, on les voit s'attaquer à des Orthoptères sauteurs, des Mantides ou des Blattes. Comme nous l'avons constaté au Maroc, un genre très voisin de *Tachysphex*, *Parapiagetia*, fait exception parmi les Larrini, puisque M. R.-M. Naef a surpris un individu appartenant à ce genre transportant une chenille. Une autre tribu des Larrinae, les Miscophini, nous montre une beaucoup plus grande variété de proies: Orthoptères ou Hémiptères pour les *Solierella*, Araignées pour les *Miscophus*, Grillons pour les *Lyroda*, Pucerons pour les *Nitela*.

Etudions encore le cas des *Cerceris*. Les uns nourrissent leurs larves avec des Hyménoptères, principalement des Apides, d'autres avec des Coléoptères. L'on a tenté de les grouper, sur cette base morphologique, en deux sous-genres, mais, du point de vue morphologique, ce classement est illogique, comme je l'ai montré récemment (1952). En effet, si les chasseurs d'Apides forment un groupe d'espèces assez homogène, les chasseurs de Coléoptères représentent des groupes morphologiquement très variés, dont les uns sont très proches des chasseurs d'Apides, d'autres, au contraire, très éloignés. Bien plus, j'ai été amené, par l'étude morphologique, à considérer comme très voisines deux espèces, dont l'une approvisionne son terrier avec des Coléoptères appartenant au genre *Clythra*, l'autre avec des Hyménoptères Chalcidiens. Chez les *Cerceris*, la classification sur base éthologique ne cadre donc pas avec celle que l'on peut établir en tenant compte de la morphologie.

Structure des nids.

Les nids des Aculéates solitaires sont de nature variée. Ce sont souvent des terriers dans le sol; d'autres fois, ils sont établis dans des cavités diverses, telles des lignes creuses; certaines espèces les construisent en terre gâchée. En étudiant la répartition de ces types de nids dans les divers groupes, nous pouvons mettre en évidence des faits comparables à ceux que nous avons signalés à propos des proies. En voici deux exemples.

Chez les Sphecinae, les *Sceliphron* construisent des nids en terre gâchée, les *Ammophila* et les *Sphex* creusent généralement des terriers. Les espèces d'un des sous-genres de *Sphex*, par contre, nidifient dans les tiges de diverses plantes.

Dans l'un des sous-genres de *Psen*, *Mimusema*, certaines espèces établissent leurs nids dans le sol, d'autres sont rubicoles.

La vie sociale.

Mon seul propos, dans ce domaine, est d'indiquer brièvement, parmi les Hyménoptères, quelle est la répartition systématique de ceux qui vivent en sociétés. Nous constaterons tout d'abord que la vie sociale est constante, avec quelques cas de régression secondaire, dans toute la famille des Formicides. Chez les Vespides, si l'on admet, comme divers auteurs, l'existence de 9 sous-familles, on observe que quatre d'entre elles ne comprennent que des espèces solitaires, quatre autres uniquement des formes sociales, tandis que dans la neuvième on rencontre des formes solitaires et des formes sociales. Parmi les diverses sous-familles des Apides, trois ne comprennent que des espèces sociales. Dans deux autres sous-familles on voit côte à côte des représentants solitaires et sociaux. C'est le cas en particulier chez les *Halictus* de nos régions, où des espèces très voisines manifestent l'un ou l'autre de ces genres de vie; bien plus, chez certaines espèces, la vie sociale n'apparaît que sous certaines latitudes.

La vie parasitaire.

Chez les Hyménoptères solitaires, le cleptoparasitisme est souvent l'apanage de tous les représentants d'une sous-famille ou d'un genre: Ceropalinae parmi les Pompilides, *Nysson* parmi les Sphécides, d'assez nombreux groupes chez les Apides. Mais nous le voyons aussi apparaître plus sporadiquement dans certains groupes; ainsi, la plupart des représentants du genre *Pompilus* (au sens large) présentent la biologie typique des prédateurs, mais certaines espèces *(pectinipes)* sont cleptoparasites.

Chez les Hyménoptères typiquement sociaux, nous observons aussi des formes ayant passé à la vie parasitaire. Chez les Fourmis, les modalités de cette éthologie particulière, qui apparaît dans divers groupes, sont très variées. Nous la constatons aussi chez

tous les représentants du genre *Psithyrus*, qui parasitent les Bourdons, dans un sous-genre de *Polistes* et chez certaines espèces du genre *Vespa*.

Discussion.

Nous nous sommes posé la question: quelle est la valeur systématique des caractères éthologiques ? Les exemples que nous avons étudiés nous permettent de répondre qu'elle est très variable. Nous avons constaté que la nature des proies, par exemple, peut être selon les cas un caractère de valeur individuelle, spécifique, générique ou familiale. Nous avons noté aussi que, lorsqu'elle caractérisait une unité systématique supra-spécifique, il y avait cependant souvent des exceptions. Il en est de même si nous considérons la structure des nids, la vie sociale ou la vie parasitaire.

Or, ces constatations sont tout à fait superposables à celles que nous pouvons faire en étudiant les caractères morphologiques, base de la systématique: une particularité donnée peut avoir, selon les cas, une valeur très différente. Un exemple classique nous est offert par la variation de un à trois du nombre des cellules cubitales dans l'aile antérieure des Hyménoptères aculéates. Dans certaines sous-familles, le nombre est constant; dans d'autres, le nombre sera variable, mais constant pour certains genres; parfois le nombre de cellules sera caractéristique pour un sous-genre, un groupe d'espèces ou une espèce; enfin, il existe des espèces où ce nombre n'est pas fixe.

Si nous observons ainsi un parallélisme dans la valeur systématique relative des caractères morphologiques et éthologiques (et nous pourrions y joindre les caractères physiologiques, cytologiques ou écologiques), cela ne signifie-t-il pas qu'il y a communauté aussi dans les mécanismes évolutifs qui leur ont donné naissance ? Quels sont alors les processus que nous pouvons invoquer ? Nous pouvons distinguer divers cas, d'ailleurs réunis par tous les intermédiaires, et qui nous permettront de préciser le parallélisme dont nous venons de parler.

Assez fréquemment, dans un genre, on constate qu'une espèce ou un groupe d'espèces, tout en présentant les caractères génériques principaux, se singularisent par une particularité morphologique. En voici un exemple, tiré de l'étude des armatures génitales, dont la valeur taxonomique est souvent si importante. Chez les *Ammo-*

phila, l'armature est construite sur un type généralement très constant; cependant, quelques espèces (celles du groupe d'*armata*) se distinguent très nettement à ce point de vue de toutes leurs congénères. N'avons-nous pas vu qu'un autre groupe d'*Ammophila* se différenciait aussi très nettement par la capture d'Orthoptères, alors que la chasse aux Chenilles est la règle dans le genre ? Nous constatons ici un phénomène semblable dans l'ordre morphologique et dans l'ordre éthologique, sans chercher à en donner une explication.

Dans l'étude d'un genre, l'on peut être amené à considérer un certain nombre de caractères morphologiques et à définir, pour chacun d'eux, une tendance évolutive, allant d'un type primitif à un type plus évolué. On peut admettre *grosso modo* que, chez les formes ancestrales du genre, tous les caractères considérés se trouvaient à l'état qualifié de primitif; puis, selon les rameaux, ce sont les uns ou les autres qui auront évolué. Les espèces actuelles présentent donc des combinaisons multiples des particularités étudiées, à des degrés divers d'évolution.

J'ai tenté récemment (1952) de classer les *Cerceris* paléarctiques en groupes d'espèces, en me basant sur ces principes, et j'ai admis que le caractère éthologique de la chasse aux Apides devait être considéré comme primitif par rapport à la chasse aux Coléoptères. Le caractère éthologique primitif a été conservé, avec un assez grand nombre de caractères morphologiques primitifs, dans un des groupes d'espèces. Chez les autres groupes, d'origine probablement polyphylétique, le caractère éthologique évolué est apparu, accompagné de diverses combinaisons de caractères morphologiques évolués.

Revenons encore sur cette notion de tendance évolutive, qui peut être féconde pour l'interprétation de certains faits. Reprenons par exemple le cas du nombre des cellules cubitales. Primitivement, celles-ci étaient au nombre de trois; mais, dans tout le groupe des Hyménoptères aculéates, nous observons une tendance à la réduction à deux, puis à une; le passage de trois à deux cellules s'est réalisé à de nombreuses reprises, et plus ou moins anciennement. S'il s'est produit tout à la base d'un rameau, les représentants de toute une famille pourront présenter deux cellules cubitales; s'il s'est effectué plus récemment, ce nombre réduit de cellules caractérisera un genre ou une espèce; dans certains cas, la transforma-

tion est en train de s'opérer et l'on pourra trouver les deux types chez une même espèce.

Transportons-nous dans le domaine éthologique et des faits tout à fait semblables nous frapperont. S'il est en général difficile de saisir une tendance évolutive dans la nature des proies ou la structure des nids, elle est par contre très évidente dans le passage de la vie solitaire et laborieuse à la vie sociale d'une part, à la vie parasitaire d'autre part.

L'origine de la vie sociale est polyphylétique et plus ou moins ancienne selon les groupes. Ainsi, elle doit remonter très loin chez les Formicides, qui sont tous sociaux. Chez les Vespides, elle a dû apparaître à diverses reprises, plus ou moins anciennement selon les rameaux évolutifs. Parmi les *Halictus*, elle est, peut-on dire, en train de s'établir, indépendamment, chez quelques espèces.

L'origine du parasitisme est également polyphylétique et d'ancienneté variable, comme le montre sa répartition parmi les Hyménoptères. Evoquons ici seulement le cas des *Polistes* et des *Vespa*. Chez les premiers, nous trouvons, dans nos régions, trois espèces parasites, qui semblent proches parentes, et dont il est difficile de savoir de quelles formes sociales elles ont pu dériver; l'origine du parasitisme est donc ici relativement ancienne (voir: de Beaumont et Matthey, 1945). Les Guêpes du genre *Vespa* peuvent être réparties, sur base morphologique, en trois sous-genres (voir de Beaumont, 1944). Les espèces européennes de l'un de ces sous-genres sont sociales, trois sont sociales et deux parasites dans le deuxième groupe, trois sont sociales et une parasite dans le troisième groupe. Les formes parasites, tout en présentant des caractères adaptatifs communs, sont chacune très proche, comme le montre en particulier l'étude de l'armature génitale, d'une espèce sociale dont elle est probablement issue; elles sont donc moins apparentées entre elles qu'elles ne le sont chacune d'une espèce sociale. L'origine polyphylétique, reflet de la tendance évolutive, est ici manifeste.

Conclusions.

Tous les faits exposés montrent que des processus évolutifs semblables ont amené la diversification des caractères morphologiques et éthologiques. Ces deux ordres de particularités ont donc la même valeur, et cette valeur est relative; c'est-à-dire qu'un

caractère donné peut être, selon les cas, l'apanage d'unités systématiques d'importance très diverse. Cela s'explique aisément si l'on tient compte des mécanismes évolutifs en cause et en particulier de la notion de tendance évolutive.

TRAVAUX CITÉS

1944. DE BEAUMONT, J. *Les Guêpes (Vespa L. s. l.) de la Suisse.* Bull. Soc. vaud. Sc. nat., 62, p. 329-362.

1951. —— *Hyménoptères récoltés par une mission suisse au Maroc (1947). Sphecidae 1.* Bull. Soc. Sc. nat. Maroc, 29 (1949), p. 259-284.

1952. —— *Les Cerceris de la faune française.* Ann. Soc. ent. France, 119 (1950), p. 23-80.

1945. —— et MATTHEY, R. *Observations sur les Polistes parasites de la Suisse.* Bull. Soc. vaud. Sc. Nat., 62, p. 439-454.

1943. BERLAND, L. *Les classifications des naturalistes confirmées par l'instinct des Insectes.* Rev. scientif., 81, p. 59-64.

1950. CREVECŒUR, A. *Nids et proies des Sphégides de Belgique.* Bull. et Ann. Soc. ent. Belgique, 87, I-II, p. 8-22.

1930. GRANDI, G. *Specificità ed eterogeneità delle vittime degli Imenotteri predatori, specializzazione di comportamento delle femmine nidificanti e necessità dietetiche delle loro larve.* Mem. R. Ac. Sc. Ist. Bologna, Cl. Sc. Fis. (8) 7, p. 75-79.